BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE 2º Série — Tome 36 — Nº 5, 1964 (1965), pp. 713-726.

SUR QUELQUES SUBSTANCES CHIMIQUES ENDOGÈNES RESPONSABLES DE LA RÉSISTANCE DES PLANTES AUX PARASITES

Par Mme Suzanne HEITZ

L'étude des facteurs opposés par un végétal aux atteintes que lui font subir les organismes parasites (insectes, bactéries, champignons, etc.) a suscité de nombreux travaux.

Dans une même espèce végétale, le degré de résistance aux maladies peut correspondre à des différences morphologiques et chimiques des plantes. Seules ces dernières feront l'objet de cet exposé.

Nous considérerons seulement les substances élaborées par la plante et qui lui confèrent une immunité naturelle.

Nous étudierons donc successivement :

- 1) L'immunité vis-à-vis des insectes.
 - 1º Les substances répulsives
 - a) Les roténones et les pyréthrines
 - b) Les alcaloïdes
 - c) Les sesquiterpènes
 - 2º Les substances attractives
 - a) Les essences odoriférantes
 - b) Les glycosides thiocyaniques
 - c) Les saponosides triterpéniques.
- 11) L'immunité vis-à-vis des champignons.
 - 1º Les acides et aldéhydes aliphatiques
 - 2º Les polyphénols
 - 3º Les phytoalexines
 - 4º Les tropolones
 - 5º Les substances de structure indéterminée
 - 6º Un sesquiterpène : l'ipoméamarone.

- III) Les substances qui sont à la fois insecticides et fongicides.
 - 1º La benzoxazolinone
 - 2º Les anthraquinones
 - 3º Un stilbène : la pinosylvine.

Nous éliminons de cet exposé la résistance aux bactéries et virus qui a fait l'objet de très nombreux travaux importants, pour nous limiter à la résistance aux insectes et aux champignons.

I. — Immmunité vis-a vis des insectes.

FRAENKEI. (1) considère que le choix des insectes phytophages est guidé par la présence dans les plantes de certaines substances. Il semble exister une relation entre la physiologie de l'insecte et la constitution chimique du végétal puisque scules des espèces déterminées d'insectes se nourrissent de plantes déterminées.

Une substance attractive, lorsqu'elle est appliquée sur une plante qui n'est pas une nourriture habituelle pour un insecte provoque l'attaque par ce dernier. On constate que ce produit se retrouve dans d'autres plantes qui servent de nourriture pour ce même insecte. Au contraire, une substance répulsive lorsqu'elle est incorporée à une plante peut détourner l'insecte qui s'en nourrit habituellement.

Cependant Trouvelot (2) fait remarquer qu'une espèce végétale peut être en même temps attractive et toxique : c'est le cas des Salpiglossis et Petunia qui servent de nourriture aux jeunes larves de doryphores et entraînent rapidement leur mort.

En réalité, le problème se présente sous un aspect très complexe. En effet, le tabac qui est protégé contre le doryphore par la présence dans ses feuilles de nicotine est attaqué par tout un ensemble d'autres parasites : Nématodes, Aphides, etc. (3). De même, les racines de Derris elliptica Benth., utilisées pour la préparation industrielle de roténoue sont cependant attaquées par des Coléoptères tels Sinoxolon anale Lesne et Xylopsocus capucinus F. (4) et une chenille de noctuelle, Prodenia eridania Cram.

Woke (5) (6) a constaté que les pyréthrines perdaient leur toxieité dans le tractus digestif de *Prodenia eridania* alors que celle des roténones est conservée.

On considère que la constitution chimique de la plante joue un rôle vis-à-vis des insectes phytophages dans le choix de leur nourriture et le dépôt de leurs œufs. Inversement, on admet que la production d'une substance, soit toxique pour l'insecte, soit répulsive par son goût ou son odeur, doit avoir un rôle protecteur pour la plante.

Nous allons examiner quelques exemples dans lesquels la défense contre les insectes est attribuée à des substances chimiques bien déterminées.

1º Les substances répulsives.

a) Les roténones et les pyréthrines. — Bien que nous ayons vu que les racines de Derris elliptica sont consommées par quelques insectes, un grand nombre d'autres espèces sont repoussées par la présence de substances du groupe de la roténone.

Les pyréthrines peuvent jouer un rôle semblable dans le cas des chrysanthèmes.

$$\begin{array}{c} \text{CH}_3 \\ \text{CH}_3 \\ \text{CH}_3 \\ \text{CH}_3 \\ \text{CH}_3 \\ \text{H} \\ \text{H} \end{array} \begin{array}{c} \text{O} \\ \text{II} \\ \text{C} \\ \text{C} \\ \text{C} \\ \text{O} \\ \text{H}_2 \\ \text{C} \\ \text{Pyr\'ethrine I} \\ \end{array}$$

b) Les alcaloïdes. — Buhr a publié en 1954 (7) un travail qui met en évidence une auto-défense possible de la plante contre un insecte défini par la production d'un alcaloïde.

Il a montré que la nicotine synthétisée dans les racines de tabac, transportée et accumulée dans les feuilles, peut protéger celles-ci de l'attaque par les doryphores.

Pour eela, il a greffé des tiges de tabae sur des racines de pomme de terre, et des tiges de pomme de terre sur des racines de tabac. L'analyse montre que les feuilles de tabac greffées sur pomme de terre ne contiennent pas de nieotine, alors que les feuilles de pomme de terre greffées sur tabac sont riehes en cet alealoïde. Contrairement à ce qui se passe habituellement, l'insecte se nourrit des feuilles de tabac alors qu'il délaisse les feuilles de pomme de terre.

Outre la nieotine, certaines Solanacées renferment de la capsaïcine (principe actif des piments).

$$\begin{array}{c|c} \text{HO} & \overset{\text{O}}{\overbrace{\text{CH}_2\text{NH-C-(CH}_2)_4-\text{CH=CH-CH}_3}} \\ \text{O} & \underline{\text{Capsaicine}} \end{array}$$

Des alcaloïdes stéroliques ont été isolés aussi de cette famille où ils se trouvent sous forme de glycosides. Trouvelot et Grisson (10) ont observé une différence de fécondité très nette chez les doryphores suivant l'espèce de Solanacée qui est utilisée comme aliment. Leur reproduction est même nulle sur l'espèce Solanum commersonii Dunn. Cet abaissement de fécondité conférerait à cette espèce de Solanacée une immunité naturelle.

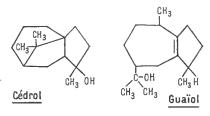
Ces alcaloïdes stéroliques ont une structure voisine de celle de la soladulcine.

ou de la tomaditine.

$$\begin{array}{c} & & & \\ & &$$

Schreiber (9), (10) attribue leur effet nocif aux phénomènes de surface et au bloquage du métabolisme des stérols. Ils exerceraient en particulier une action sur l'absorption des phytostérols qui sont indispensables aux insectes.

c) Les sesquiterpènes. — Le bois du cœur des arbres qui appartiennent au groupe des Conifères a été particulièrement étudié du point de vue chimique. Erdyman (40) a publié en 1952 une mise au point sur les substances qui en ont été isolées à cette époque et il a signalé que certaines possèdent un pouvoir insecticide très net. A partir d'une Taxodiacée (Sciadopitys verticillata (Thumb.), il a été isolé du cédrol et du guaïol. Ce dernier corps serait responsable de la résistance du bois de l'espèce Callitris aux termites.



2º Les substances attractives.

Au contraire, il existe des substances dont la présence provoque l'attraction des insectes par les plantes.

a) Les essences odoriférantes: parmi celles-ci, on peut citer le coriandrol et la carvone. Dethier (11) a consacré une étude à l'attraction qu'elles exercent sur les papillons et il a observé qu'il existait une limite de concentration au delà de laquelle la même substance devenait répulsive.

L'attraction des larves du bombyx pour les Moracces est attribuée aux β et γ hexènol (12),

et au B hexènal

b) Les glycosides thiocyaniques. — Les Crucifères sont attractives grâce aux glycosides thiocyaniques comme la sinigrine et la sinalbine (13)

$$\begin{array}{c} \text{CH}_2 = \text{CH} - \text{CH}_2 - \text{C} - \text{S} - \text{Glucose} \\ \text{N} - 0 - \text{SO}_3 \text{ K} \end{array} \\ \begin{array}{c} \underline{\text{Sinigrine}} \\ \text{Ho} \end{array}$$

c) Saponosides triterpéniques. — Des travaux ont été effectués sur un insecte d'origine mexicaine, Epilachna varivestris, qui se nourrit de plantes du genre Phaseolus et pour qui la substance attractive non encore identifiée semble appartenir à la famille des saponosides triterpéniques (14).

II. — Immunité vis-a-vis des champignons.

Un grand nombre d'articles mentionnent la présence dans la plante de substances ayant un pouvoir fongicide mais, il n'y a vraiment que quelques études approfondies sur leur mécanisme d'action : par exemple, le travail de Uritani et de ses collaborateurs sur l'ipoméamarone. Avant d'étudier de plus près celle-ci, nous mentionnerons les substances auxquelles on attribue des propriétés fongicides in vivo.

1º Des acides et aldéhydes aliphatiques.

Hafiz (21) attribue à l'acide malique la résistance du pois chiche à Mycosphaerella rabiei (X) RAM.

$${\rm COOH\text{--}CHOH\text{-}CH}_2 - {\rm COOH}$$

Pendant les quarante premiers jours de la vie de la plantule, la production d'acide malique est presque nulle. L'auteur n'observe pas de différence entre les lignées résistantes et sensibles. Ensuite, le nombre de poils épidermiques glandulaires contenant cet acide devient plus grand dans les plantes résistantes que dans les plantes sensibles. L'acide malique inhiberait la germination des spores et le développement des tubes du champignon.

Le Δ^2 ou β hexènal déjà signalé comme attractif pour le Bombyx du mûrier est une substance qui se retrouve dans de nombreuses espèces d'arbres et dans des Graminées. D'après Schildknecht et Rauch (22), le Δ^2 hexènal aurait des propriétés fongicides et bactéricides. Il est synthétisé par les feuilles saines, mais les auteurs l'ont trouvé en plus grande quantité dans les cellules traumatisées. Il aurait en même temps une action hormonale et activerait la formation de subérine par les tissus blessés.

2º Des polyphénols.

Depuis longtemps, on a constaté une accumulation de polyphénols dans les organes résistants aux champignons. C'est ainsi que Link, Walker et Angell (23), (24), (25) ont mis en évidence la présence d'acide protocatéchique et de catéchol dans les écailles d'oignons rouges et jaunes résistant au Colletotrichum circinans Berk. Vogl. et Botrytis allii Munn.

Ces phénols ne se trouvent pas dans les cellules vivantes; les auteurs en ont conclu que leurs précurseurs se transforment au moment où la cellule meurt.

L'acide caféique ou acide dioxy-4,5 cinnamique existerait dans la patate douce résistante à la pourriture noire, Ceratocystis fimbriata (26),

et dans les pommes de terre résistantes à Phytophthora infestans ou Fusarium niveale (27), (28).

En même temps que eet acide on a isolé l'acide chlorogenique (29).

Dans les tissus de la patate douce voisins de ceux qui sont envahis par le champignon, on constate que la teneur en coumarines comme l'ombelliférone et la scopolétine est plus grande que celle des tubercules sains.

Koves et Varga (30) ont trouvé que ces substances avaient aussi une action inhibitrice sur la croissance des coléoptyles de blé et sur la germination des graines de pavot. Elles agiraient donc probablement comme antimétabolites.

D'autres phénols et une quinone ont été isolés du hois de Sequoia, Taxodium, Robinia et Libocedrus (40), (42). Ce sont : le carvacrol, l'hydrothymoquinone et la thymoquinone qui possèdent des propriétés fongicides.

Anderson et ses coll. (43) ont montré que le cèdre (Libocedrus decurrens Torr.) perdait sa résistance aux champignons avec l'âge par la disparition

de ces substances et formation de polymères : le libocédrol, l'hydériol et la libocédroxy-3 thymoquinone, ceux-ci n'ayant aucune action fongicide.

3º Les phytoalexines.

CRUICKSHANK et PERRIN (31), (32) ont isolé de cosses de pois (*Pisum sativum* L.) infectées par *Sclerotinia fructicola* Wint. Rehm. une substance qu'ils ont appeléc pisatine, dont la formule a été déterminée récemment par PERRIN et BOTTOMLEY (33), (34).

$$\begin{array}{c|c} \text{CH}_3\text{O} & \begin{array}{c} \text{O} & \text{CH}_2\\ \end{array} \\ \begin{array}{c} \text{O} & \begin{array}{c} \text{O} & \text{CH}_2\\ \end{array} \\ \end{array} \\ \begin{array}{c} \text{Pisatine} \end{array}$$

D'après Cruickshank (35), la pisatine n'apparaît qu'après installation du parasite dans la plante. Son action fongistatique est plus marquée que son action fongicide. L'auteur a remarqué que les champignons phytopathogènes dont le développement est, in vitro, inhibé par la pisatine ne provoquent pas d'infection chez le pois.

De même à partir du trèfle rouge, Trifolium pratense L., BREDENBERG et HIETALA (36), (37) ont isolé de la trifolirhizine qui serait de la ptérocarpine où le méthyle en position 7 est remplacé par une molécule de glucose.

Muller propose de désigner l'ensemble des substances de ce type qu'il avait déjà mises en évidence dans les cosses de haricots, *Phaseolus vulgare* L., infectés par *Sclerotinia fructicola* sous le nom de phytoalexines (38), (39).

4º Les tropolones.

Les Conifères sont riches en fongicides. Parmi eux les thuyaplicines, signalées par Erdiman (40), puis par Rudman (41), appartiennent au groupe des tropolones et protègent les sapins de la pourriture du bois.

5º Substances de structure non déterminée.

D'autres substances ont été mises en évidence comme jouant un rôle dans l'immunité naturelle des plantes. Ce sont : l'avénacine, l'orchinol et un produit qui a été isolé des racines de carottes.

L'avénacine est présente dans la racine et les feuilles de l'avoine (44). Elle inhibe la croissance et la respiration de champignons comme *Ophio-bolus graminis*. Cette substance est un glucoside dont l'aglycone n'a aucune activité fongicide.

L'orchinol, C₁₆H₁₆O₃, a été isolé de différentes Orchidées (45) infectées par *Rhizoctonia repens* et présente une action fongistatique très nette. Après une première infection, la présence d'orchinol dans les tissus inhibe la croissance de certains autres champignons comme *Botrytis alii* Munn., *Rhizoctonia solanii* Kuhn, etc...

De même Condon et Kuc (46) ont isolé une substance cristalline qui possède des propriétés fongicides à partir des racines de carottes (Daucus carotta L.) infectées par Ceratocystis fimbriata Ell. et Halst. Cette substance est aussi toxique vis-à-vis de Helminthosporium carbonicum Ulltrup et Stemphylium radicinum (Meier, Drechs et Eddy) Neerg. Ces auteurs n'ont pu en donner que les caractéristiques:

F. 75°, 7 $[\alpha]_D^{25°} = 51°, 8$. L'analyse et le poids moléculaire correspondent à une formule brute en $C_{11}H_{12}O_4$.

6º Un sesquiterpène : l'ipoméamarone.

Une substance intéressante, l'ipoméamarone ou ipoméarone, isolée à partir de la patate douce, a fait l'objet d'un travail suivi dans le but d'étudier son rôle dans la lutte de la plante contre les champignons. Elle a été découverte en 1943 par Hiura (47). Sa structure n'a été établie qu'en 1952 par Kubota (48).

C'est un sesquiterpène qui se présente sous forme d'un liquide, P. E. 130-135°, $[\alpha]_{\rm p}=+28^{\rm o}$, de formule brute ${\rm C_{15}H_{21}O^3}$.

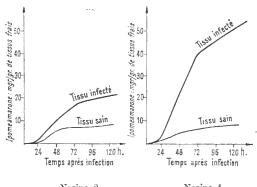
Cette substance a une action inhibitrice sur la germination des spores (47) et la croissance du champignon, Ceratostomella fimbriata (51). Elle est capable, in vitro, d'activer la respiration des tissus et, d'après Uritani et coll. (50), elle aurait une action sur la phosphorylation. Ceci est à rapprocher des observations de Uritani, Takita (49), qui ont constaté qu'il se produisait une augmentation de la respiration des tissus sousjacents de la patate douce attaquée par Ceratostomella fimbriata.

Récemment, en 1961, Akazawa et Wada (52) ont fait une étude systématique de la teneur en ipoméamarone de ces tissus. Ils ont montré qu'il

existe une relation entre l'augmentation de la teneur en ipoméamarone au cours de l'infection et la résistance de la plantc.

Comparant les variétés très résistantes de la patate douce Norine nº 1 et Norine nº 10 et des variétés sensibles Norine nº 5 et Norine nº 2, les auteurs sont arrivés aux conclusions suivantes :

- 1º Dans les variétés résistantes et sensibles, il y a, après l'infection, un temps de latence de 24 heures avant l'apparition de l'ipoméamarone.
- 2º La vitesse de formation de ce sesquiterpène est plus grande dans les variétés résistantes que dans les variétés sensibles.



Norine 2.

Norine 1.

Le tableau ei-dessous dans lequel sont comparées la résistance de quatre variétés à l'égard de Ceratostomella et leur teneur en ipoméamarone montre bien le rapport qui existe entre ces deux données.

Variétés	Résistance	Teneur en mgr. entre 24 et 48 h. après infection.
	-	
Norine 10	++++	45,5
Norine 1	+++	16,4
Norine 2	++	8,9
Norine 5	+	1,6

En même temps, on note une augmentation de la teneur en acides chlorogénique et isochlorogénique.

Comme Uritani et ses collaborateurs, Akazawa et Wada (52) ont montré que l'ipoméamarone avait un effet stimulant sur la respiration des tissus infectés. Cependant, pour ces derniers, deux points semblent difficilement explicables :

1º Il se produit une augmentation de la respiration des tissus dans les régions internes voisines des régions infectées où on ne décèle pas d'ipoméamarone.

2º Il y a augmentation de la respiration dès les 24 heures suivant l'infection par le champignon alors que la synthèse de l'ipoméamarone est très faible à ce stade, même dans les tissus infectés.

On remarquera que cette synthèse de l'ipoméamarone par la patate douce n'est pas spécifique de l'infection par Ceratostomella fimbriata. Elle apparaît aussi en réponse à l'attaque d'autres champignons comme Fusarium heliobasidium ou au traitement des tubercules par des agents chimiques comme le chlorure mercureux ou l'acide trichloracétique.

Pour Uritani et ses coll. (50), le fait qu'il y a production d'ipoméamarone en réponse à l'action d'agents toxiques suggère que l'attaque par Ceratostomella fimbriata produit une déviation du métabolisme de la plante.

Lorsque la patate douce est attaquée par le champignon, la respiration est augmentée dans les parties sous-jacentes (53), (54), (55) et le pyruvate dérivé du phosphate de glucose est décomposé et utilisé activement dans le cycle de l'acide tricarboxylique et le cycle des acides gras. Lorsque le champignon pathogène pénètre dans la cellule, il produit des enzymes exogènes et des métabolites au cours de son développement. Il y a dénaturation des protéines des cellules hôtes. La fonction protoplasmique qui régularise l'activité des enzymes tels que la polyphénoloxydase serait diminuée à cause de l'action inhibitrice de l'ipoméamarone de même que la pénétration du champignon. Cette polyphénoloxydase oxyderait alors librement les polyphénols tels l'acide ehlorogénique, et les quinones résultantes réagiraient avec les protéines et les aminoacides et formeraient des mélanines.

III. — LES SUBSTANCES QUI SONT A LA FOIS INSECTICIDES ET FONGICIDES.

Certaines substances sont à la fois insecticides, fongicides et légèrement bactéricides.

1º La benzoxazolinone et son dérivé méthylé.

Ces substances se trouvent principalement dans les Graminées et leur action a été particulièrement étudiée dans les céréales par Virtanen (15). Cet auteur a isolé, à partir du seigle, un glycoside (17) qui, par hydrolyse enzymatique, donne naissance à la benzoxazolinone. Virtanen a montré qu'il s'agit d'un glycoside à l'azote de formule C₁₄H₁₇O₉N. Il a aussi pu mettre en évidence que le glycoside précurseur de la méthoxy-6-benzoxazolinone était le même dans le blé et le maïs (18).

Dans les jeunes plantes, la teneur en ces substances est telle que la croissance des champignons est complètement inhibée. Leur répartition

n'est pas la même en tout point et Virtanen (15), (16), a montré qu'il existe un rapport entre leur concentration et la destruction d'un organe donné par les champignons. Les feuilles situées à la base de la plante qui sont attaquées au printemps contiennent peu de benzoxazolinone, alors que les feuilles et bourgeons terminaux à forte teneur résistent très bien.

2º Les anthraquinones.

Ce sont les anthraquinones du bois de teck, *Tectona grandis* L. (19), (20) qui protègent ce dernier en même temps des termites et de la pourriture du bois. En particulier, la tectoquinone et l'hydroxy-méthyl-2 anthraquinone ont été isolées et identifiées.

3º Un stilbène : la pinosylvine.

De même, la pinosylvine isolée par Erdtman (40) de *Pinus silvestris* L. est signalée comme ayant en même temps une grande activité insecticide, fongicide et bactéricide. Par contre, son dérivé monométhylé est moins toxique pour les champignons et les bactéries. Son dérivé diméthylé a une activité encore plus faible.

Il ne faut pas en déduire que seule la synthèse des substances toxiques pour le parasite est déterminante pour la lutte de la plante contre la maladie. Elle ne peut être que l'un des moyens utilisés contre l'installation du parasite car la résistance mécanique est également importante. La cuticule protège les feuilles de l'attaque des champignons et ceux-ci doivent donc profiter des stomates et des blessures pour pénétrer dans les tissus. La plante peut-être aussi protégée par l'absence d'aliment valable pour le champignon. Une étude importante a été faite par BARNETT (43) qui décrit les relations entre la plante et le champignon parasite.

RÉSUMÉ. — Il a été trouvé que la résistance des plantes aux insectes ou aux champignons pouvait être attribuée à certaines substances chimiques qui ont pu être isolées. La spécificité d'action de ces substances serait liée à leur cons-

titution chimique. Le cas particulièrement intéressant de l'ipoméamarone permet de mettre en évidence le parallélisme entre la synthèse de ce produit par la plante et l'immunité de celle-ci.

BIBLIOGRAPHIE

- 1) Fraenkel (G. S.), Science (1959), 129, 1466-70.
- 2) TROUVELOT (B.), Entomol. exp. et appl. (1958), 8, 1-9.
- 3) THERON (J. J.), CUTLER (J. V.), South African J. Sci. (1924), 21, 189-94.
- MILLER (N. C. E.), Department of Agric., Straits Settlements and Federated Malay States (1934).
- 5) Woke (P. A.), J. Agric. Res. (1938), 57, 707-12.
- 6) Woke (P. A.), J. Agric. Res. (1939), 58, 289-95.
- 7) Buhr (H.), Zuchter (1954), 24, 185.
- 8) TROUVELOT (B.), GRISSON (C. R.) (1935), 201, 1053-4.
- 9) Schreiber (K.), Zuchter (1957), 27, 19.
- 10) Schreiber (K.), Entomol. exp. et appl. (1958), 1, 28-37.
- 11) Detnier (V. G.), Amer. Naturalist (1941), 75, 61-73.
- 12) WATANABE (T.), Nature (1958), 182, 325-6.
- 13) THORSTEINSON (A. J.), Canad. J. Zool. (1953), 52.
- 14) LIPPOLD (P. C.), Thèse Université Illinois (1957).
- Virtanen (A. I.), Hietala (P. K.), Wahlroos (O.), Arch. Biochem. Biophys. (1957), 69, 486-500.
- 16) Chimie et Industrie (1959), 81, 718-20.
- 17) Virtanen (A. I.), Ilietala (P. K.), Suomen Kemistilehti (1959), 32 B, 138.
- 18) WAHLROOS (O.), VIRTANEN (A. I.), Suomen Kemistilehti (1959), 32 B, 139-40.
- RUDMAN (P.), Da COSTA (E. W. B.), GAY (F. J.), WETHERLY (A. H.), Nature (1958), 181, 721-2.
- 20) RUDMAN (P.), Chem. Indust. (1960), 1356.
- 21) HAFIZ (A.), Phytopath. (1952), 42, 422-4.
- 22) Schildknecht (H.), Rauch (G.), Z. Naturforschung (1961) 16 b, 422-9.
- 23) WALKER (J. C.), STAHMANN (M. A.), Ann. Rev. Plant Physiol. (1955), 6, 351-66.
- 24) LINK (K. P.), WALKER (J. C.), ANGELL (H. R.), J. biol. Chem. (1929), 81, 369-75.
- 25) LINK (K. P.), WALKER (J. C.), J. biol. Chem. (1933), 100, 379-83.
- 26) URITANI (I.), MIYANO (M.), Nature (1955), 175, 812.
- 27) VALLE (E.), Acta Chem. Scand. (1957), 11, 395-6.
- 28) JOHNSON (G.), SCHAAL (L. A.), Science (1952), 115, 627-9.
- Kuc (J.), Henze (R. E.), Ullstrup (A. J.), Quackenbush (F. W.), J. Amer. Chem. Soc. (1956), 78, 3123-5.
- 30) Koves (E.), Varga (M.), Phyton (Buenos-Aires) (1959), 12, 93-9.
- 31) CRUICKSHANK (I. A. M.), PERRIN (D. R.), Nature (1960), 187, 799-800.

- 32) CRUICKSHANK (I. A. M.), PERRIN (D. R.), Australian J. biol. Sci., (1961), 14, 336-48.
- 33) PERRIN (D. R.), BOTTOMLEY (W.), Nature (1961), 191, 76.
- 34) Perrin (D. R.), Bottomley (W.), J. amer. Chem. Soc. (1962), 84, 1919-22.
- 35) CRUICKSHANK (I. A. M.), Australian J. biol. Sci. (1962), 15, 147-59.
- 36) Bredenberg (J. B. Jr.), Hietala (P. K.), Acta Chem. Scand. (1961), 15, 696-8.
- 37) Bredenberg (J. B. Jr.), Hietala (P. K.), Acta Chem. Scand. (1961), 15, 936.
- 38) Muller (K. O.), Phytopath. Z. (1956), 27, 237.
- 39) Muller (K. O.), Australian J. biol. Sci. (1958), 11, 275.
- 40) ERDTMAN (H.), Progress in organic Chem. (1952), 1, 22-63.
- 41) RUDMAN (P.), Holzforschung (1962), 16, 74-7.
- 42) ANDERSON (A. B.), ZAVARIN (E.), Nature (1958), 181, 1275-6.
- 43) Anderson (A. B.), Sheffer (T. C.), Nature (1962), 194, 410.
- 44) Turner (E. M. C.), Nature (1960), 186, 325-6.
- 45) GAUMANN (E.), KERN (H.), C. R. Ac. Sci (1959), 248, 2542-44.
- 46) CONDON (P.), Kuc (J.), Phytopath. (1960), 50, 267.
- 47) HIURA (M.), Sci. Report Gifu Agric, Coll., Japan (1943), 50, 1.
- 48) Kubota (T.), Matsura (T.), Proc. Japan Acad. (1952), 28, 198.
- 49) URITANI (I.), TAKITA (S.), J. Agric. Chem. Soc., Japan (1953), 27, 168-74.
- 50) URITANI (I.), AKAZAWA (T.), URITANI (M.), Nature (1954), 174, 1060-1.
- 51) AKAZAWA (T.), URITANI (I.), J. Agric. Chem. Soc., Japan (1953), 28, 205.
- 52) AKAZAWA (T.), WADA (K.), Plant Physiol. (1961), 36, 139-44.
- 53) URITANI (I.), AKAZAWA (T.), Science (1955), 121, 216.
- 54) AKAZAWA (T.), URITANI (I.), Nature (1955), 176, 1071-2.
- 55) URITANI (I.), URITANI (M.), YAMADA (H.), Phytopath. (1960), 50, 30-4.
- 56) BARNETT (H. L.), Ann. Rev. Microbiol. (1959), 191-210.

Le Gérant : Jacques Forest.